УДК 574.5 : 595.34(262.5)

Н. В. Шадрин, Е. В. Попова

ФЕНОТИПИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ В ПОПУЛЯЦИИ ACARTIA CLAUSI (COPEPODA) СЕВАСТОПОЛЬСКОЙ БУХТЫ

Популяционная парадигма начинает играть все возрастающую роль в экологии различных групп организмов (Шилов, 1977; Миркин, 1985; Паников, 1987; Яблоков, 1987 и др.). Однако в экологии планктона, несмотря на отдельные обобщающие работы (Гиляров, 1987 и др.), популяционный подход все еще не занял подобающее место. Первой стадией его приложения является выявление разнообразия элементов в системе. Именно на это нацелен фенетический подход, успешно развиваемый А. В. Яблоковым и его школой (Фенетика популяций, 1982). В приложении к веслоногим ракообразным можно указать лишь несколько работ, где затрагиваются отдельные аспекты этого подхода (Ковалев, 1969; Гептнер, 1965; Ferrari, 1985).

Основной целью нашей работы являлась попытка приложения фенетического подхода к изучению популяций *Acartia clausi* Giesbr. На первом этапе работы стояла задача выделения фенов (морфологических признаков с альтернативными проявлениями).

Материал и методика. Пробы брали малой сетью Джеди (диаметр входного отверстия 36 см) в декабре 1987 г.— марте 1988 г. в двух точках у выхода из Севастопольской бухты (табл. 1). Пробы разбирали под бинокуляром с последующим уточнением деталей под микроскопом. С помощью окулярмикрометра измеряли длину рачков, затем определяли их фенетический облик. Достоверность различия частот фенов в выборках определяли с помощью метода «складного ножа» (Диаконис, Эфрон, 1983; Эфрон, 1988). При этом из исходной выборки генерируется ряд фиктивных, а затем совокупность этих фиктивных выборок анализируется статистически. Генерация фиктивных выборок из исходной осуществлялась последовательным ее усечением на 10 %, т. е. каждая фиктивная выборка содержала на 10 % особей меньше, чем исходная.

Показатели внутривыборочного фенетического разнообразия и доли редких морф, их ошибки рассчитывались по формулам, предложенным Л. А. Животовским (1982):

$$\mu = (\sqrt{P_1} + \sqrt{P_2} + \dots + \sqrt{P_n})^2, \quad (1)$$

$$S_\mu \approx \sqrt{\frac{\mu(m-\mu)}{N}}, \quad (2)$$

$$h = 1 - \mu/m, \quad (3)$$

$$S_h \approx \sqrt{\frac{h-(1-h)}{N}}, \quad (4)$$

где N — объем выборки; P_i — выборочные значения частот морф по данному признаку; μ — оценка разнообразия в единицах «числа морф»; m — число морф (альтернативных проявлений признака); h — доля редких морф; $S\mu$ — ошибка μ; S_h — ошибка h.

Результаты и их анализ. Дискретные многовариантные признаки, которые можно использовать в качестве фенетических маркеров (фенов), выделялись на сегментах абдомена. Общее представление об этих фенах дает рисунок. Частота проявления этих признаков проанализирована в пяти выборках. Результаты анализа изменчивости второго сегмента абдомена и генитального даны в табл. 2.

Как видно из табл. 1 и 2, фенотипическое разнообразие самок акарции в Севастопольской бухте довольно велико. Показатели внутривы-

© Н. В. ШАДРИН, Е. В. ПОПОВА, 1991

Таблица 1. Коэффициент вариации и общая характеристика выборок Acartia clausi

Выборка	Дата	Температура воды, °С	Размер выборки, экз.	Средняя длина самок, мм	Коэффициент вариации длины тела, %	Количество вариантов числа шипов на сегменте	
						2-м абдомена	генитальном
1-я	30.12.87	6	25	1,291	2,84	7	7
2-я	19.01.88	6	31	1,306	1,26	8	10
3-я	25.01.88	6,5	31	1,290	2,55	9	9
4-я	12.02.88	7	72	1,344	3,87	12	13
5-я	23.03.88	8,5	34	1,396	3,44	11	8

Примечание. 1, 3 и 5-я выборки взяты на выходе из Севастопольской бухты; и 4-я — напротив Херсонесского заповедника.

борочного фенетического разнообразия и их ошибки, рассчитанные по уравнениям (1) и (2), даны в табл. 3. Представление о характере внутривыборочного разнообразия дает показатель доли редких морф, его рассчитанные значения даны в табл. 4. Анализ табл. 3 и 4 показывает, что и общее разнообразие и его структура изменялись от выборки к выборке. Увеличение общего разнообразия положительно скоррелировано с изменением доли редких морф. Так, например, между показателем общего разнообразия по числу шипов на втором сегменте и долей редких морф по этому признаку коэффициент корреляции равен 0,963 ($\alpha=0{,}01$).

Для оценки случайности сочетания различных фенов у отдельных особей использовали известное из теории вероятностей правило. Частота совместной встречи двух независимых случайных событий равна произведению их частот. Определив таким образом ожидаемые частоты сочетаний различных вариантов числа шипов на втором сегменте с различным их числом на генитальном, сравнили их с наблюдаемыми частотами данных сочетаний (табл. 5). В большинстве случаев можно говорить о случайности сочетаний. Однако для ряда сочетаний это не так. Симметричность расположения шипов на одном сегменте случайным образом связана с их симметричностью на другом. Вероятность встречи шипа на концах последнего торакального сегмента у рачков с 7 шипами на втором сегменте абдомена значительно (в разных выборках в 2—3 раза) выше, чем можно было бы ожидать при их случайном сочетании у отдельных особей.

Расчет с помощью метода «складного ножа» доверительных интервалов для частот фенов в выборках показал достоверное различие выборок по частотам фенов ($\alpha=0{,}05$—$0{,}01$). Так, например, в первой выборке наблюдаемая частота рачков с 7 шипами на втором сегменте равна 36 % при доверительном интервале 30÷43 %, а во второй выборке — наблюдаемая частота таких рачков — 16,5 % при доверительном интервале — 10,3÷17,8 %.

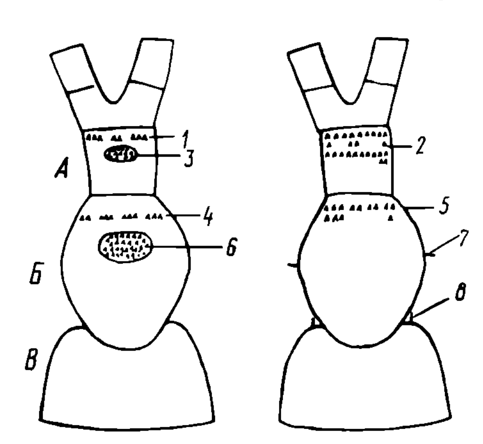


Схема расположения шипов на втором (*А*), **генитальном** (*Б*) сегментах абдомена **и последнем торакальном** (*В*) сегменте:

1 — симметрично в 1 ряд; *2* — асимметрично в 4 ряда; *3* и *6* — в виде «площадки»; *4* — асимметрично в 1 ряд; *5* — асимметрично в 2 ряда; *7* — на боку сегмета; *8* — на задне-латеральных частях.

Таблица 2. Показатели фенетической изменчивости последнего торакального сегмента (I), второго II и генитального (III) сегментов абдомена

Сегмент	Признак	Проявление признака	Выборка 1-я	2-я	3-я	4-я	5-я
			Частота встречаемости, %				
I	1	есть	100	90,33	70,97	91,7	85,3
		нет	0	9,67	29,03	8,3	14,7
II		0	0	0	6,7	0	0
	2	1	100	100	90,3	95,8	91,2
		2	0	0	3,2	4,2	2,9
		3	0	0	0	0	2,9
		4	0	0	0	0	2,9
		0	0	0	12,9	0	0
	3	1	0	0	0	13,2	3,2
		2	20	13	41,9	48,5	93,6
		3	80	87	45,2	36,8	3,2
		4	0	0	0	1,5	0
	4	сим.	—	50	33,3	30,8	44,1
		асим.	—	50	66,7	69,2	55,9
	5	есть	0	0	0	0	11,8
		нет	100	100	100	100	88,2
		0	0	3,2	6,5	0	0
		2	0	0	3,2	0	0
		4	12	3,2	0	1,4	2,9
		5	8	0	3,2	14,9	2,9
	6	6	12	26,5	32,2	20,8	23,5
		7	36	16,5	19,3	22,2	26,5
		8	16	26,5	12,9	12,5	17,6
		9	4	10	12,9	11,1	5,9
		10	0	6,6	6,5	5,5	5,9
		11	0	10	3,2	1,4	5,9
		12	12	0	0	2,8	0
		13	0	0	0	2,8	0
		14	0	0	0	4,2	2,9
		15	0	0	0	1,4	0
		18	0	0	0	0	2,9
		26	0	0	0	0	2,9
III	7	есть	100	93,55	100	98,6	100
		нет	0	6,45	0	1,4	0
	8	0	0	3,3	0	2,9	0
		1	100	96,7	100	95,7	94,1
		2	0	0	0	1,43	5,9
	9	есть	100	100	100	100	97,1
		нет	0	0	0	0	2,9
	10	сим.	—	50	33,3	30,8	44,1
		асим.	—	50	66,7	69,0	55,9
		0	0	3,3	0	2,9	0
		3	0	0	3,2	0	0
		4	0	0	0	1,45	0
	11	5	0	3,3	3,2	0	0
		6	0	0	0	1,45	0
		7	8	6,7	0	1,45	0
		8	8	13,3	9,7	4,35	0
		9	28	3,3	9,7	13,05	5,9
		10	16	23,0	12,9	13,05	14,7
		11	8	23,0	16,1	23,2	11,8
		12	12	16,7	29,0	24,6	23,5
		13	20	3,3	12,9	8,7	8,8
		14	0	3,3	0	2,9	17,6
		15	0	0	0	1,45	5,9
		16	0	0	3,2	0	11,8
		35	0	0	0	1,45	0

Примечание. 1 — наличие шипа на задне-латеральных частях последнего торакального сегмента (есть или нет); 2 — число рядов шипов (1, 2, 3 или 4 ряда); 3 — характер группировки шипов (число групп от 1 до 4); 4 — расположение шипов (симметричное или асимметричное); 5 — наличие «площадки» с шипами (есть или нет); 6 — общее число шипов (16 вариантов); 7 — наличие шипа на боках (есть или нет); 8 — число рядов шипов (1 или 2 ряда); 9 — наличие «площадки» с шипами (есть или нет); 10 — расположение шипов (симметрично) или асимметричное; 11 — общее число шипов (16 вариантов).

Таблица. 3. Показатели внутрипопуляционного разнообразия (μ) и его выборочной ошибки

Признак	Выборка				
	1-я	2-я	3-я	4-я	5-я
1	1±0	1,59±0,14	1,91±0,07	1,54±0,09	1,71±0,12
2	1±0	1±0	1,90±0,78	1,40±0,08	2,15±0,33
3	1,80±0,12	1,67±0,13	1,80±0,11	3,20±0,19	1,76±0,25
4	—	2±0	1,94±0,06	1,92±0,05	1,99±0,02
5	1±0	1±0	1±0	1±0	1,64±0,13
6	6,36±0,40	7,14±0,44	7,68±0,57	9,79±0,55	9,00±0,73
7	1±0	1,49±0,17	1±0	1,35±0,11	1±0
8	1±0	1,36±0,17	1±0	1,61±0,18	1,47±0,15
9	1±0	1±0	1±0	1±0	1,34±0,16
10	—	2±0	1,94±0,06	1,92±0,05	1,99±0,02
11	6,61±0,32	8,41±0,67	7,94±0,52	9,90±0,65	7,55±0,32

Таблица 4. Показатели доли редких морф и их ошибки

Признак	Выборка				
	1-я	2-я	3-я	4-я	5-я
1	0	0,205±0,081	0,045±0,037	0,230±0,050	0,145±0,06
2	0	0	0,05±0,040	0,30±0,05	0,460±0,085
3	1,100±0,06	0,165±0,067	0,100±0,050	0,200±0,047	0,413±0,084
4	—	0	0,03±0,03	0,040±0,023	0,005±0,012
5	0	0	0	0	0,180±0,066
6	0,091±0,058	0,108±0,056	0,147±0,064	0,184±0,046	0,182±0,066
7	0	0,255±0,078	0	0,325±0,055	0
8	0	0,320±0,084	0	0,463±0,059	0,265±0,076
9	0	0	0	0	0,330±0,081
10	—	0	0,03±0,03	0,040±0,023	0,05±0,012
11	0,056±0,046	0,159±0,066	0,117±0,058	0,238±0,05	0,106±0,039

Таблица 5. Ожидаемая и наблюдаемая частоты сочетаний количества шипов на втором и генитальном сегментах абдомена у особей в генеральной выборке

Число шипов на 2-м сегменте абдомена — генитальном	Частота сочетаний, %		Число шипов на 2-м сегменте абдомена — генитальном	Частота сочетаний, %	
	ожидаемая	наблюдаемая		ожидаемая	наблюдаемая
6—9	2,76	3,17	7—12	5,28	5,82
6—10	3,49	4,76	7—13	2,39	2,12
6—11	4,104	2,65	8—10	2,46	2,65
6—12	5,10	6,35	8—11	2,9	2,65
6—13	2,28	2,12	8—12	3,57	3,70
7—9	2,76	1,59	8—13	0,9	2,65
7—10	3,64	3,70	9—11	1,68	2,65
7—11	4,28	5,29			

В табл. 1 приведены значения коэффициентов вариации длины тела. Как видно, от выборки к выборке коэффициент вариации меняется в 3 раза. Анализ показал, что величины показателей внутривыборочного разнообразия прямо пропорциональны выборочным коэффициентам вариации длины тела. Так, например, коэффициент корреляции между коэффициентами вариации длины тела и показателями внутривыборочного разнобразия морф по числу шипов на втором сегменте равен 0,71.

Обсуждение. Наши данные, как и имеющиеся в литературе (Ковалев, 1969; Гептнер, 1965; Ferrari, 1985), позволяют сделать вывод о большой морфологической изменчивости каланоидных копепод и перспективности применения фенетического подхода к изучению их популяций. Сег-

менты абдомена достаточно удобны для целей поиска изменчивых неметрических признаков (фенов).

Заслуживает внимания найденная положительная корреляционная связь между коэффициентом вариации длины тела и морфологическим разнообразием особей в популяции. Анализируя данные А. В. Ковалева (1969) по другим видам веслоногих ракообразных, также приходим к выводу о наличии такой связи. Это позволяет высказать предположение о наличии общих механизмов и причин, определяющих как размерное, так и фенетическое разнообразие. Ранее на тлях экспериментально показано, что непривычные условия увеличивают как метрическую, так и фенетическую изменчивость особей (Сапунов, 1982). Можно предположить, что по крайней мере отчасти, фенетическое разнообразие особей в популяциях есть следствие их генетического разнообразия. Последнее увеличивается с ростом нестабильности и неоднородности среды (Nevo, 1978).

Непостоянство фенетического облика популяции, вероятно, связано прежде всего с ее пространственно-временной структурированностью в изученном районе. В настоящее время показано, что популяции акарции существуют в Черном море в виде скоплений (Коршенко, 1985). Однако длительность существования этих скоплений, характер и интенсивность связей их друг с другом неизвестны. Можно надеяться, что фенетический подход к изучению популяций со временем позволит ответить и на эти вопросы.

Гептнер М. В. Ревизия систематического положения некоторых видов родов (Lucicutia и Isochaeta Copepoda, Lucicutiidae) // Зоол. журн.— 1965.— **44**, вып. 8.— С. 1165—1175.
Гиляров А. М. Динамика численности пресноводных планктонных ракообразных.— М.: Наука, 1987.— 190 с.
Диаконис П., Эфрон Б. Статистические методы с интенсивным использованием ЭВМ // В мире науки.— 1983.— № 7.— С. 60—73.
Животовский Л. А. Показатели популяционной изменчивости по полиморфным признакам // Фенетика популяций.— М.: Изд-во Моск. ун-та, 1982.— С. 38—44.
Ковалев А. В. Изменчивость некоторых планктонных Copepoda (Crustacea) в морях Средиземноморского бассейна // Биология моря.— 1969.— Вып. 17.— С. 144—196.
Коршенко А. Н. Мелкомасштабная горизонтальная неоднородность распределения зоопланктона Черного моря // Журн. общ. биологии.— 1985.— **46**, № 5.— С. 655—660.
Миркин Б. М. Теоретические основы современной фитоценологии.— М.: Наука, 1985.— 137 с.
Паников Н. С. Меристический анализ природных микробных сообществ и его приложения в биотехнологии // Биоценоз в природе и промышленных условиях.— Пущино, 1987.— С. 11—20.
Сапунов В. Б. Сравнение изменчивости у тлей в привычных и непривычных экологических условиях // Докл. АН СССР.— 1982.— **264**, № 2.— С. 483—487.
Фенетика популяций.— М.: Наука, 1982.— 291 с.
Шилов И. А. Эколого-физиологические основы популяционных отношений у животных.— М.: Изд-во Моск. ун-та, 1977.— 261 с.
Эфрон Б. Нетрадиционные методы многомерного статистического анализа.— М.: Финансы и статистика, 1988.— 261 с.
Яблоков А. В. Популяционная биология.— М.: Высш. шк., 1987.— 303 с.
Ferrari F. D. Postnaupliar development of a looking-glass Copepod, Pleuromamma xiphias (Giebrecht, 1889), with analyses of distributions of sex asymmetry // Smithsonian contributions to zoology.— 1985.— N 420.— 55 p.
Nevo E. Genetic variation in natural populations: pattern and theory //Theor. Populat. Biol.— 1978.— **13**.— P. 121—177.

Институт биологии южных морей
АН УССР (Севастополь)

Получено 29.12.89

Phenotypic Diversity in Acartia clausi (Copepoda) Population of the Sevastopol Bay. Shadrin N. V., Popova E. V.— Vestn. zool., 1991, N 1.— A considerable variation of the abdominal segments is found. Phenetic female variability is not constant. Phenetic diversity increases along with increase of rate morphs ratio in the population. Body length variation is positively correlated with phenetic diversity increase.